



Rôle et origine des grands carnivores dans les accumulations naturelles : le cas des loups (*Canis lupus*) de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France)

Jean-Christophe Castel, Marie-Pierre Coumont, Myriam Boudadi-Maligne, Audrey Prucca

► To cite this version:

Jean-Christophe Castel, Marie-Pierre Coumont, Myriam Boudadi-Maligne, Audrey Prucca. Rôle et origine des grands carnivores dans les accumulations naturelles : le cas des loups (*Canis lupus*) de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France). *Revue de Paléobiologie*, 2010, 29 (2), pp.411-425. halshs-00586694

HAL Id: halshs-00586694

<https://shs.hal.science/halshs-00586694>

Submitted on 18 Apr 2011

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Rôle et origine des grands carnivores dans les accumulations naturelles. Le cas des loups (*Canis lupus*) de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France)

Jean-Christophe CASTEL¹, Marie-Pierre COUMONT², Myriam BOUDADI-MALIGNE³
& Audrey PRUCCA⁴

Résumé

L'Igue du Gral est un aven qui livre une importante faune du Tardiglaciaire avec plusieurs milliers de restes taxonomiquement et anatomiquement déterminés. La majeure partie du remplissage, épais de 5 mètres, est dominée par le renne, le cheval et le bison. Le cerf occupe un niveau au sommet du remplissage. Les différents indices paléontologiques et taphonomiques permettent de conclure que les espèces sont tombées naturellement dans l'aven, d'une hauteur d'une dizaine de mètres, en dehors de toute intervention humaine. Dans la zone actuellement fouillée, le loup est le seul carnivore numériquement abondant (365 restes déterminés soit 6 individus). Il joue un rôle taphonomique non négligeable, en particulier dans le fond de la salle principale où il est responsable de la destruction et de la modification de nombreux vestiges osseux.

La première hypothèse émise est celle d'une chute accidentelle non mortelle de Canidés. Ces derniers auraient alors consommé les animaux tombés dans le même intervalle de temps. Cependant, la part importante du loup, en nombre de restes comme en NMI, suggère l'existence d'un autre accès à la cavité, actuellement dissimulé, par lequel ils auraient pu pénétrer et ressortir, faisant de l'Igue du Gral un site régulièrement visité. En analysant de façon détaillée un ensemble de critères archéologiques, taphonomiques et éthologiques, nous tentons de déterminer comment les os de loups ont fini par se mêler à ceux des herbivores tombés dans l'aven.

Mots-clés

Taphonomie, aven-piège, loup, séquences de consommation, Pléistocène.

Abstract

Role and origin of large carnivores in natural accumulations. The case of wolves (*Canis lupus*) from the pleistocene trap of Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France).- The Igue, or pit-fall, du Gral has yielded abundant Latest Glacial faunal remains. The largest sequence is dominated by reindeer and horse, followed by a smaller number of bison associated with a diverse variety of other species. The red deer occupies a level at the top of the deposit. The archaeological evidence indicates that the species identified fell into the aven-trap through its current opening without any human intervention. In the zone currently under excavation, wolf is the only numerically abundant carnivore. This species played a significant taphonomic role in the back of the principal gallery since it is responsible for the destruction or modification of numerous bone remains.

The first hypothesis we proposed was that the canids accidentally fell into the cavity without being killed. They would then have consumed other animals that had fallen in within the same interval of time. Later, we observed that wolves make up a large proportion of the MNI, which led us to suspect the existence of another entrance, now hidden, through which they could have regularly entered and exited the cavity. Through detailed analysis of diverse criteria, (carnivores activities, diversity of ungulates and carnivores, percentage of consumed carcasses, wolf mortality profile, ingested bones, fractures, cannibalism, intensity of destructions, anatomical connection frequencies and spatial organisation) we attempt to determine how the bones of wolves came to be mixed with those of the herbivores that fell into the aven-trap.

Keywords

Taphonomy, pitfall, wolf, consumption sequences, Pleistocene.

¹ Département d'archéozoologie, Muséum d'histoire naturelle, Route de Malagnou 1, CP 6434, CH-1211 Genève 6, Suisse. jean-christophe-castel@ville-ge.ch

² UMR 6636 / 5608 TRACES Université de Toulouse 2 - Le Mirail. Maison de la Recherche. 5, Allée Antonio Machado, F-31058 Toulouse, France. marie-pierre.coumont@netcourrier.com

³ Université Bordeaux 1, UMR 5199 PACEA, Institut de Préhistoire et de Géologie du Quaternaire, Avenue des facultés - Bât B18, F-33405, Talence Cedex, France. m.boudadi-maligne@ipgg.u-bordeaux1.fr

⁴ Parc les loups du Gévaudan, Sainte-Lucie, F-48100 Saint-Léger-de-Peyre, France

I. INTRODUCTION

1. La présence du loup dans les grottes

Le loup est un des carnivores les plus fréquemment retrouvés dans les assemblages fauniques quaternaires notamment lors du Pléistocène supérieur (BONIFAY, 1971). Ses restes osseux sont parfois associés à une exploitation technique ou alimentaire par l'homme, mais cette espèce est beaucoup plus souvent considérée comme une occupante occasionnelle des grottes en l'absence de ce dernier, perturbatrice de niveaux archéologiques au même titre que d'autres carnivores. Pourtant, son éthologie n'indique pas une utilisation réelle des cavités, contrairement aux espèces telles que le renard, le blaireau, l'hyène ou l'ours qui en font volontiers leurs tanières. Lorsque le loup vit aux dépens d'herbivores migrants, notamment sous les hautes latitudes, son utilisation de l'espace varie selon les saisons, la disponibilité et les mouvements des proies. Néanmoins quelque soit leur milieu de vie, les loups n'utilisent les tanières que durant la période de naissance et d'élevage des jeunes (HAINARD, 1987; HENAUT & JOLICOEUR, 2003; MECH, 1970; MECH & BOITANI, 2003; références in BEAUFORT, 1987) soit uniquement pendant deux mois de l'année (MECH, 1970; MECH *et al.*, 1998; PETERSON, 1977). Les tanières connues, développées en moyenne sur 2,5 mètres (HENAUT & JOLICOEUR, 2003; observations A. PRUCCA), sont des lieux où les petits sont allaités puis nourris par de la viande régurgitée par les parents et par les autres adultes de la meute, mais tous n'y entrent pas (ex. MECH *et al.*, 1999). La plupart des auteurs et biologistes actuels considèrent que le loup n'introduit pas d'os dans sa tanière (même si certains peuvent glisser depuis l'extérieur). La présence de quelques ossements dans ce contexte n'est documentée que de façon exceptionnelle et le plus souvent en contexte de captivité (BINFORD, 1981; FOSSE *et al.*, 2004; CAMPMAS & BEAUVAL, 2008; PRUCCA *in prep.*).

De nos jours, le loup ne fréquente que sporadiquement les espaces clos. Pourtant, même si on écarte les vestiges liés à l'intervention humaine et les pièges naturels, les sites paléolithiques dans lesquels les restes osseux de loups sont nombreux ne manquent pas. L'exemple de la grotte Mالدیدier (La Roque-Gageac, Dordogne) est emblématique : trois loups ont été identifiés au fond d'un boyau facile d'accès ; leur présence est vraisemblablement indépendante de l'occupation aurignacienne et gravettienne de cette cavité (BOUDADI-MALIGNE & CASTEL, en cours; CASTEL, 1991). De nombreux assemblages paléontologiques et archéologiques doivent être réexaminés afin de déterminer précisément le statut des restes de loups (BOUDADI-MALIGNE & CASTEL, en cours). L'une des questions majeures qui se dégage de ces découvertes fossilifères est celle du comportement de cette espèce pendant les périodes préhistoriques. Sans prétendre apporter de réponse définitive expliquant

la présence du loup dans les gisements pléistocènes, il apparaît que l'examen des assemblages de l'Igue du Gral contribue à préciser le comportement de ce carnivore lors de la dernière glaciation.

2. L'Igue du Gral

Découvert en 1998 par le Spéléo-club de Saint-Céré, évalué en 2000 par J.-P. BRUGAL puis fouillé depuis 2001 par J.-C. CASTEL et M.-P. COUMONT (CASTEL *et al.*, 2002, 2005; CASTEL & COUMONT, 2005a et b, 2006; CASTEL *et al.*, 2008; COUMONT, 2006, 2009; COUMONT & CASTEL, 2007; COUMONT *et al.*, à paraître), le gisement paléontologique de l'Igue du Gral est situé sur les Causses du Quercy à 300 m d'altitude. Les vallées du Lot et du Célé toutes proches concentrent la majorité des traces d'occupation humaine contemporaines (Fig. 1). L'aven, constitué d'un puits de 9 m qui débouche sur le sommet d'une salle en cloche d'une quinzaine de mètres de diamètre, livre de riches ensembles fauniques pléistocènes (Fig. 2). Les herbivores constituent la plus grande partie du spectre faunique, mais on note également la présence de plusieurs carnivores, léporidés et oiseaux. Les dimensions réduites du puits d'accès actuel (2 x 1 m) ne permettent pas la chute d'animaux de taille supérieure à celle d'un bison. Pourtant, des fragments de mammoth ont été repérés à la base du remplissage ; l'animal pourrait être tombé par un puits plus large désormais colmaté. Ces os pourraient aussi provenir de l'introduction par ruissellement dans l'aven, à la suite du démantèlement d'une carcasse d'un individu mort aux alentours. A 18 m à l'est, une vaste doline d'effondrement d'une cinquantaine de mètres de diamètre et profonde d'une vingtaine de mètres jouxte l'entrée actuelle de l'Igue du Gral. Cette dépression pourrait avoir dévié vers l'aven les troupeaux d'herbivores.

Les recherches entreprises à l'Igue du Gral concernent la connaissance des paléo-environnements et l'évolution des populations animales au cours du Würm récent, la taphonomie d'associations fossiles en contexte naturel ainsi que l'étude des destructions osseuses conduites par le loup. Enfin, l'obtention d'informations paléobiologiques bien datées permet d'alimenter les discussions sur les stratégies d'acquisition des chasseurs-cueilleurs de sites archéologiques contemporains voisins.

3. Problématique

Lors de sa découverte, le site a été considéré comme un piège naturel livrant de nombreux ossements d'ongulés avec une faible proportion de carnivores mais sans intervention importante de la part de ces derniers sur le stock osseux. Au cours des premières campagnes, la présence d'ossements de loups et d'empreintes de dents de carnivores sur des os d'herbivores a été observée

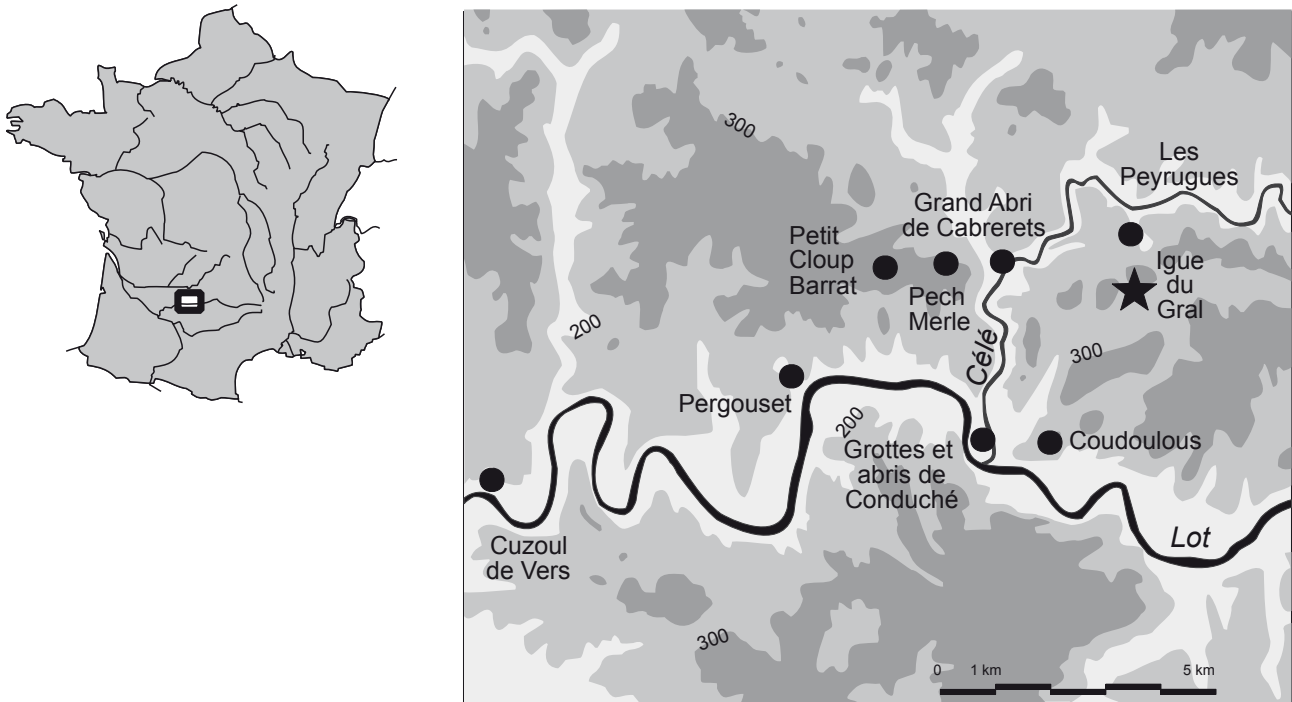


Fig. 1: Localisation de l'Igüe du Gral et des sites paléontologiques et archéologiques contemporains ou ayant un mode de formation comparable (ex. Coudoulous I et II).

Fig. 1: Location of the Igüe du Gral and other paleontological and archaeological sites that are contemporary or created by a comparable formation process (Coudoulous I and II).

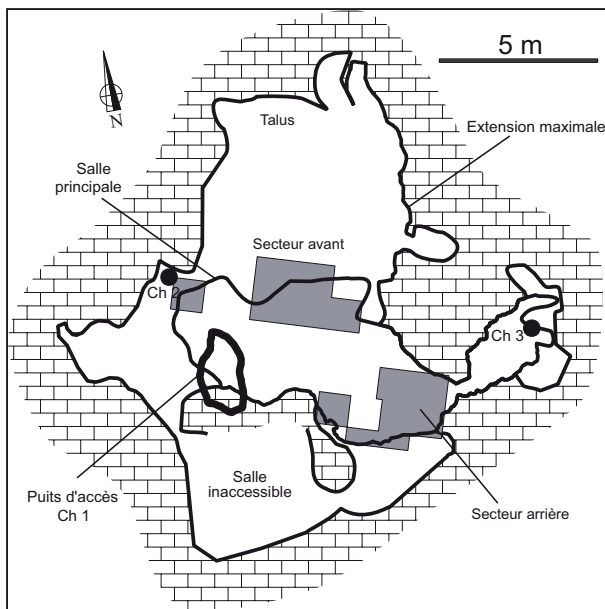


Fig. 2: Igüe du Gral. Plan de la cavité avec les principales zones de fouilles. En dehors de la salle principale, les différents prolongements sont difficiles d'accès. Ch 2 et 3: cheminées ayant plus ou moins contribué au remplissage.

Fig. 2: Igüe du Gral. Map of the cavity with the main excavations. The extensions beyond the main gallery are difficult to access. Ch 2 and 3: shafts that more or less contributed to the filling.

dans la partie est de la salle principale. Ces vestiges ont d'abord été attribués à la chute accidentelle d'un tout petit nombre d'individus dont certains auraient pu survivre et consommer des carcasses d'herbivores contemporains. Les fouilles réalisées de 2001 à 2005 ont permis de récolter près de 5000 restes osseux¹. L'examen de ces vestiges révèle la présence d'au moins six loups dans l'aven. L'étude taphonomique des restes osseux a montré que plusieurs centaines d'os d'herbivores et de loups ont été consommées par ces canidés. L'hypothèse de chutes accidentelles a donc été remise en question et l'existence d'un autre accès, actuellement obstrué, a été suspectée. Trois hypothèses sont envisagées pour expliquer la nature des distributions spatiales et des modifications des os observées dans la salle principale où se trouve l'accumulation. En plus du puits, il pourrait exister une entrée actuellement colmatée; celle-ci aurait constitué un accès:

- facile, avec une ouverture suffisamment large = Hypothèse A;
 - difficile, avec une forte pente et des étroitures = Hypothèse B;
 - pas d'autre entrée que l'actuelle: herbivores et carnivores sont tombés par le puits = Hypothèse C.
- Nous avons ainsi considéré les conséquences possibles

¹ Le matériel issu des campagnes de fouilles ultérieures confirme les analyses réalisées à partir de ce corpus.

de ces différents types d'entrées sur la constitution et l'histoire des assemblages, principalement en ce qui concerne l'activité des loups, et leurs effets sur les animaux tombés dans l'aven. La discussion de ces arguments devrait permettre de valider l'une ou l'autre hypothèse, d'orienter les opérations futures dans l'aven et de constituer une base utile à la compréhension de contextes similaires. Nous avons pris en compte, dans le cadre de ce travail, les vestiges et données de terrain obtenus lors de la première phase de recherches. Les données ultérieures, encore en cours d'élaboration, ne contredisent pas ces premières analyses.

II. CONTEXTE PALÉONTOLOGIQUE

1. Stratigraphie et ensembles étudiés

Sous des niveaux datés de l'Holocène, en grande partie détruits lors de la découverte, quatre niveaux pléistocènes principaux ont été distingués. Les trois premiers concernent le secteur « avant », fouillé sur 6 m², pratiquement à l'aplomb du puits. Le dernier concerne le secteur arrière qui n'a pas pu être subdivisé (Tabl. 1). Ils livrent des vestiges disposés à plat et souvent complets avec ponctuellement des connexions anatomiques plus ou moins lâches.

1. Le niveau supérieur a été partiellement détruit lors de la découverte. D'épaisseur décroissante vers le nord et l'est, il a livré principalement des restes appartenant à un cerf de très grande taille et un ensemble d'ongulés vraisemblablement en position secondaire (renne, cheval, bison). Les os sont disposés à plat et les connexions anatomiques sont rares. Vers le fond de la salle, le sédiment disparaît et les vestiges osseux caractéristiques de cet ensemble se mêlent à ceux de l'ensemble sous-jacent. Il est daté de l'extrême fin du Pléistocène (Tabl. 2).

2. Un niveau intermédiaire relativement pauvre renferme des léporidés (lièvre variable, lièvre commun et lapin) et disparaît également vers le nord et l'est. Ce niveau semble contemporain du niveau supérieur.

3. Le niveau inférieur forme l'essentiel du remplissage de l'aven. Particulièrement riche en vestiges de grande faune, le corpus considéré correspond à une trentaine de centimètres d'épaisseur. Le renne est l'espèce dominante ; il est suivi par le cheval, le bison (BRUGAL, 2005) et le lièvre variable (COCHARD & CASTEL, 2005 ; MALLYE *et al.*, en cours). La présence de quelques restes de loup et de renard et, à la base de la séquence fouillée, d'antilope saïga et de chocard (LAROUANDIE, 2005) est à signaler. Les dates actuellement disponibles pour cet ensemble indiquent un remplissage contemporain du Dryas ancien (de 15 350 à 13 360 BP ; voir Tabl. 2).

4. Le secteur « arrière », fouillé sur 4 m² à l'extrémité est de la salle, présente une stratigraphie plus complexe formée d'un ensemble principal qui est sans doute le

prolongement du niveau inférieur du secteur « avant ». A son sommet, les vestiges osseux caractéristiques des deux niveaux sus-jacents sont mêlés à ceux qui caractérisent le niveau inférieur ; les os se sont vraisemblablement déposés sans sédiment et ont été recouverts plus tardivement. On relève aussi des mélanges (glissement depuis la galerie Est ?) qui expliqueraient la présence, aux côtés des espèces identifiées dans la salle principale, d'un petit nombre d'os d'ours et de bouquetin de patine différente. Globalement, les conditions de dépôt sont identiques à celles de la partie « avant », ce que confirment les dates obtenues. A côté du trio renne - cheval - bison, le loup est particulièrement bien représenté dans ce secteur.

Les modifications des vestiges osseux imputables à l'action de canidés (loup et renard) sont associées à la présence de restes osseux de ces espèces particulièrement dans le secteur « arrière » mais aussi dans le niveau inférieur de la partie « avant ». Les caractéristiques sédimentaires et la disposition des vestiges soulignent la formation de dépôts horizontaux ou sub-horizontaux y compris à l'aplomb du puits.

Les restes de loups sont contemporains de la grande faune d'ongulés du niveau inférieur de la partie « avant » et du secteur « arrière ». Ce sont ces deux ensembles qui retiennent ici notre attention.

2. Spécificités de l'ensemble faunique principal

La variété des espèces présentes dans l'assemblage tardiglaciaire de l'Igue du Gral est relativement restreinte, particulièrement dans la partie « avant » (Tabl. 1). Malgré le grand nombre de vestiges attribués à chaque taxon, le NMI demeure faible : 16 rennes, 13 chevaux, 7 bisons et 6 loups. Cela témoigne de la présence probable d'une grande partie du squelette de chaque individu, ce que confirme la distribution squelettique des vestiges déterminés (voir plus loin). Pour le renne, l'examen des usures dentaires indique la présence d'une proportion importante d'individus immatures (Fig. 3). La courbe des âges observés, qui globalise des informations réparties sur trois millénaires, correspond à celle d'une population naturelle (MILLER, 1974 ; cf. PARKER, 1972). Malgré un effectif encore limité, bison et cheval semblent présenter le même type de distribution.

La représentation des différentes parties du squelette est similaire pour les quatre principales espèces (Fig. 4) et diffère peu entre les secteurs « avant » et « arrière » (CASTEL *et al.*, 2002 ; CASTEL & COUMONT, 2006 ; COUMONT, 2006 ; COUMONT & CASTEL, 2007). La distribution des fréquences des éléments du squelette en fonction de la densité de leurs os indique qu'il existe une corrélation (corrélation de Spearman). Cette conservation différentielle est due à la dissolution des vestiges plus forte à l'aplomb du puits ainsi qu'à l'activité des canidés (COUMONT, 2006). La répartition spatiale des principales espèces montre une distribution homogène des restes de

Tableau 1: Igue du Gral – fouilles 2000-2003 – Taxons identifiés et nombre de restes déterminés dans les principaux niveaux sédimentaires pléistocènes.

Table 1: Igue du Gral, excavations 2000-2003. List of taxa from the different Pleistocene sedimentary ensembles.

	Hors stratigraphie	Secteur avant				Arrière (tous niveaux pléistocènes confondus)	Total
		Niveau inférieur (ca. 15300 - 13400 BP)	Niveau Intermédiaire (ca 10 500 BP)	Niveau sup. (ca. 10 500 BP)	Total secteur avant (niveaux pléistocènes)		
Bovins	146	294		69	363	170	679
Equidés	197	472		23	495	328	1020
Cerf	46			194	194	30	270
Renne	163	1025			1025	607	1795
Bouquetin	1				0	2	3
Chamois	1	1			1	1	3
Antilope saïga		6			7		7
Loup	19	57			57	289	365
Renard	5	23			23	30	58
Ursidés	1					7	8
Hyène des cavernes	3						3
Léporidés ind.	90				145	103	338
Lièvre		+	+++	+	190	66	256
Lapin		+	++	+	45	7	52
Taupe			3		3		3
Chocard		60			60	15	75
Total (* sauf lagomorphes)	672	*1938		*286	2608	1655	4935

Tableau 2: Igue du Gral – fouilles 2000-2003 – Résultats des analyses radiométriques.

Table 2: Igue du Gral, excavations 2000-2003. Results of radiometric analyses.

Niveau archéologique	Espèces	Partie squelettique	Profondeur (cm)	Réf. Labo	Méthode	Dates BP	Age calibré 1C 95 % (av. J.-C.)
Niveau supérieur	Cerf	scapula, ulna	119	Ly-16389	AMS	10650 +/- 50	10923 10687
Niveau intermédiaire	Lièvre	lot d'os longs	125-141	Ly-16390	AMS	10520 +/- 55	10862 10393
Niveau inférieur	Renne	lot > 1 kg	143 +/- 7	Ly-12419	classique	13360 +/- 70	14271 13939
	Grands ongulés	lot > 1 kg	145 environ	Ly-11518	classique	13680 +/- 75	14644 14300
	Renne	fémur	176	Ly-16388	AMS	14460 +/- 130	15666 15069
	Saïga	Métatarsien	143	Lyon-3086 (Poz)	AMS	15350 +/- 120	16944 16589
Fond de la salle	Cheval	os longs	137 à 156	Ly-12418	classique	13970 +/- 90	15014 14596
	Loup	Humérus	139	Lyon-3631(SacA)	AMS	16260 +/- 70	17555 17376
Base de la séquence	Cheval	Tibia DX	> 500 cm	Lyon-3087 (Poz)	AMS	26320 +/- 410	

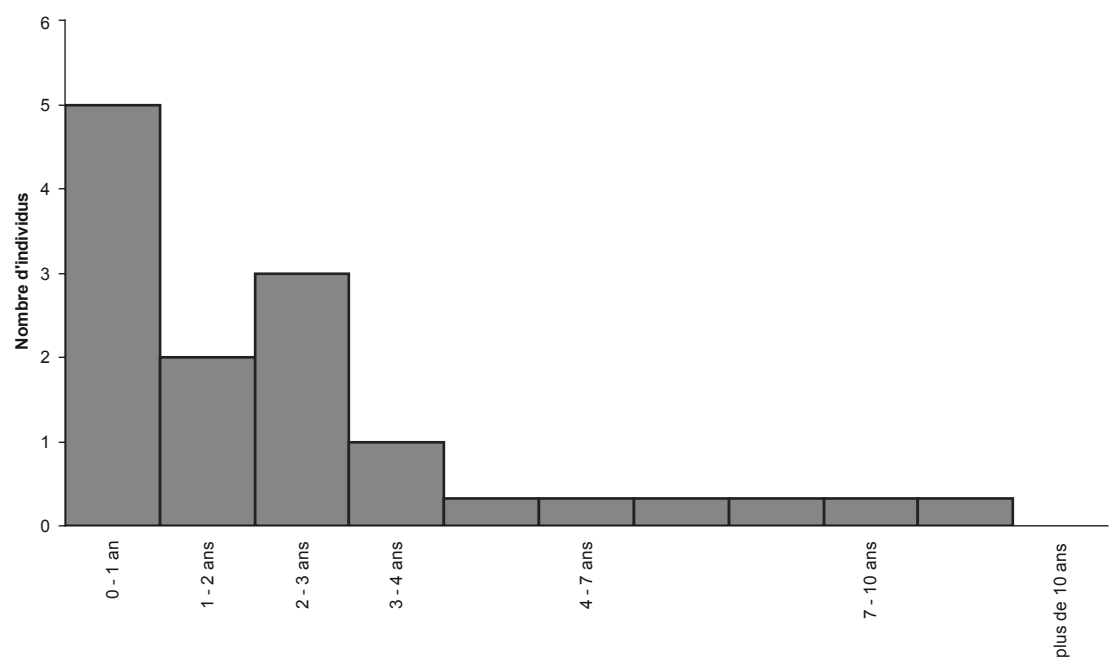


Fig. 3: Igue du Gral, fouilles 2000-2003. Age des rennes d'après l'usure dentaire des mandibules (méthode BOUCHUD, 1966).
Fig. 3: Igue du Gral, excavations 2000-2003. Reindeers age according to the dental wear of the mandibles (BOUCHUD method, 1966).

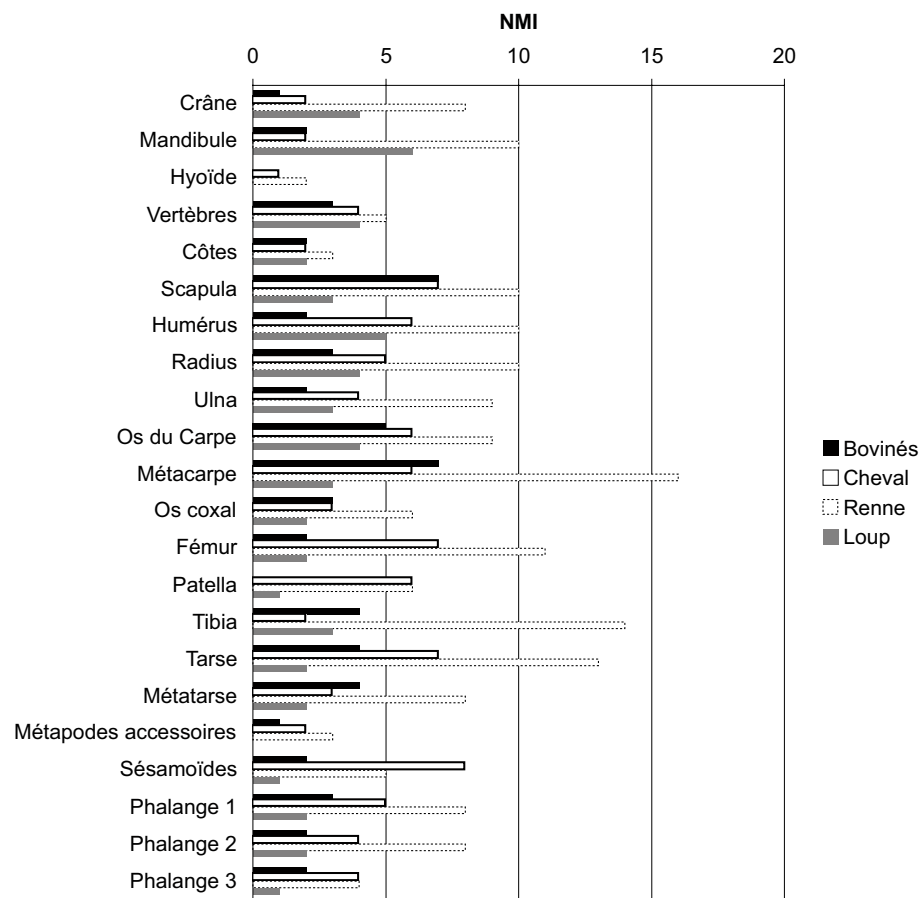


Fig. 4: Igue du Gral, fouilles 2000-2003. Représentation anatomique des principales espèces.
Fig. 4: Igue du Gral, excavations 2000-2003. Anatomical representation of the main species.

leurs squelettes avec des connexions anatomiques assez fréquentes à l'avant et plus rares à l'arrière.

III. ACTIVITÉS DES CANIDÉS DANS L'AVEN

Les restes de loups sont présents sur toute la surface fouillée (10,2% du corpus en nombre de restes observables), mais avec de fortes disparités puisqu'ils constituent 22,6% des vestiges dans le secteur «arrière» et seulement 3,2% du secteur «avant». Tout au fond de la salle, une partie du squelette d'un individu a été retrouvée en connexion anatomique.

Les loups de l'Igue du Gral sont tous adultes (voir plus loin). L'analyse des dimensions dentaires indique la présence d'individus de grande taille et d'individus de taille moyenne (Fig. 5). Compte tenu du dimorphisme sexuel, cette séparation peut correspondre à la répartition des sexes, mais le corpus est encore trop restreint pour accorder plus d'importance à cette possibilité. L'étude paléontologique actuellement menée sur ces individus (BOUDADI-MALIGNE, thèse en cours) permettra de documenter plus précisément la structure de la population des loups de l'aven.

Le renard est représenté par 55 restes qui correspondent à deux adultes et un jeune. La distribution spatiale se superpose à celle du loup, mais le déséquilibre entre secteurs «avant» et «arrière» du gisement est moins important. L'impact éventuel du renard sur l'assemblage est à rechercher parmi les traces de dents les plus légères

observées parmi les mammifères de taille modeste (renne, loup). Les renards n'ont pas eu un rôle actif dans la modification de l'assemblage (COUMONT, 2006).

Les destructions dues aux canidés (Fig. 6) s'observent sur les os des trois principaux herbivores soit 6,5% des os de renne, 7,7% de ceux de chevaux et 9,1% de ceux de bisons. Avec 10,6% des restes osseux, ce sont les vestiges de loups qui présentent le pourcentage de restes consommés le plus élevé (Fig. 7). La nature, l'intensité et la distribution taxonomique et anatomique de ces destructions ont déjà été détaillées (COUMONT & CASTEL, 2007). Nous reviendrons ici uniquement sur les différences nettes dans l'intensité des attaques entre os de rennes et de loups d'une part et les os de grands ongulés (cheval et bison) d'autre part. Ainsi, 40% des os longs des mammifères de taille moyenne sont réduits à l'état d'éclats diaphysaires contre 27% de ceux des grands ongulés.

Le coxal est l'os le plus fréquemment affecté (Fig. 8). Les os longs sont presque autant touchés; en revanche, le basipode et les vertèbres présentent très peu de modifications. Toutefois, cette dernière observation est à relativiser. En effet, une partie du gisement est affectée par un phénomène de dissolution (13,5% des os à l'avant et 2,9% des os à l'arrière présentent des traces de dissolution très importantes) entraînant une conservation différentielle statistiquement représentative (COUMONT, 2006).

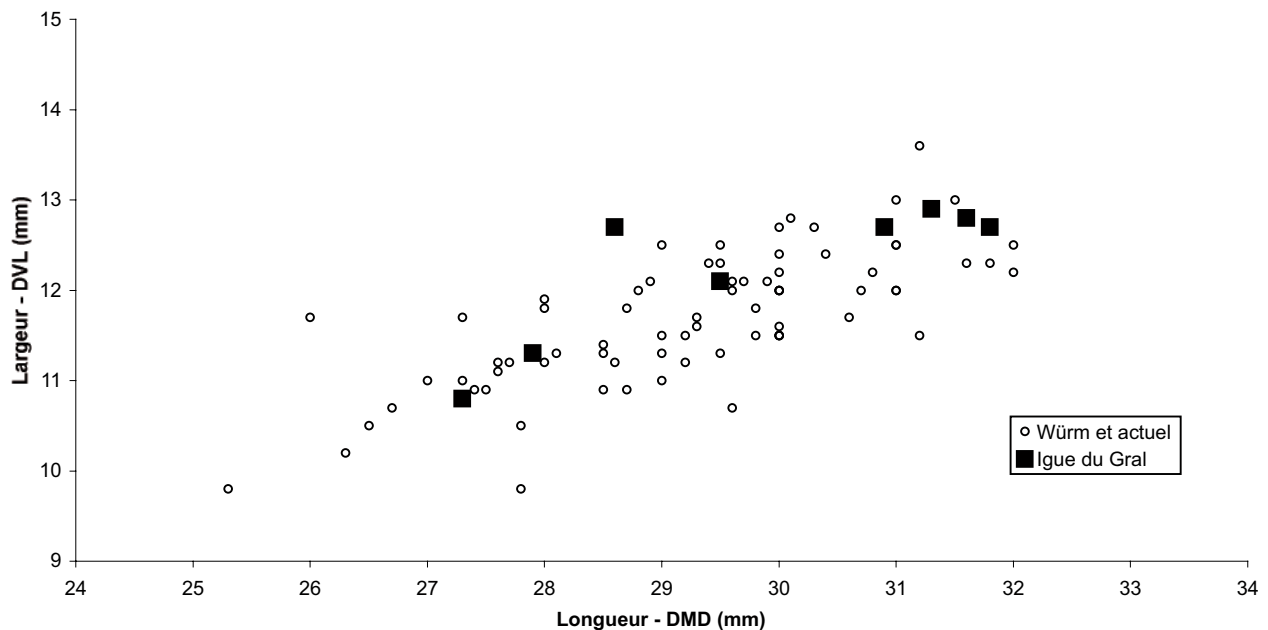


Fig. 5: Igue du Gral, fouilles 2000-2003. Dimensions de la carnassière inférieure de loup et comparaison avec des loups de la fin du Pléistocène et des loups actuels.

Fig. 5: Igue du Gral, excavations 2000-2003. Wolf lower carnassial dimensions and comparison with late Pleistocene and modern wolves.



Fig. 6: Igue du Gral, fouilles 2000-2003. Exemples de morsures occasionnées par les loups.

A – Fragment de diaphyse d'ongulé de taille renne (M50-424) dont les extrémités présentent des morphologies caractéristiques d'une fracturation dynamique due à la pression des mâchoires de carnivores; les bords latéraux présentent de nombreuses encoches et la surface externe de l'os présente un piquetage et des sillons. B – Tibia de loup (M51-188) présentant un piquetage de l'extrémité distale et, du côté proximal, une surface de fracturation liée à la pression des mâchoires de carnivores. C – Première phalange de bison (P48-183), face externe et interne, excavée et présentant de nombreuses perforations de l'os spongieux ou compact. D – Scapula de bison (M51-51) dont la cavité est excavée et dont les bords crânial et caudal présentent de nombreux sillons parallèles (le trait noir représente 1 cm).

Fig. 6: Igue du Gral, excavations 2000-2003. Examples of damages made by wolves. A – Ungulate long bone shaft, size of the reindeer (M50-424), with characteristic features of breakage by carnivores and pitting on the cortical side. B – Wolf tibia showing tooth punctures on the distal condyle and the characteristic feature of shaft. C – Bison first phalanx (P48-183) showing medullary excavation, furrowing, and pitting. D – Bison scapula (M51-51) showing channeling of its cavity and grooves on cranial and caudal sides (the black line equals 1 cm).

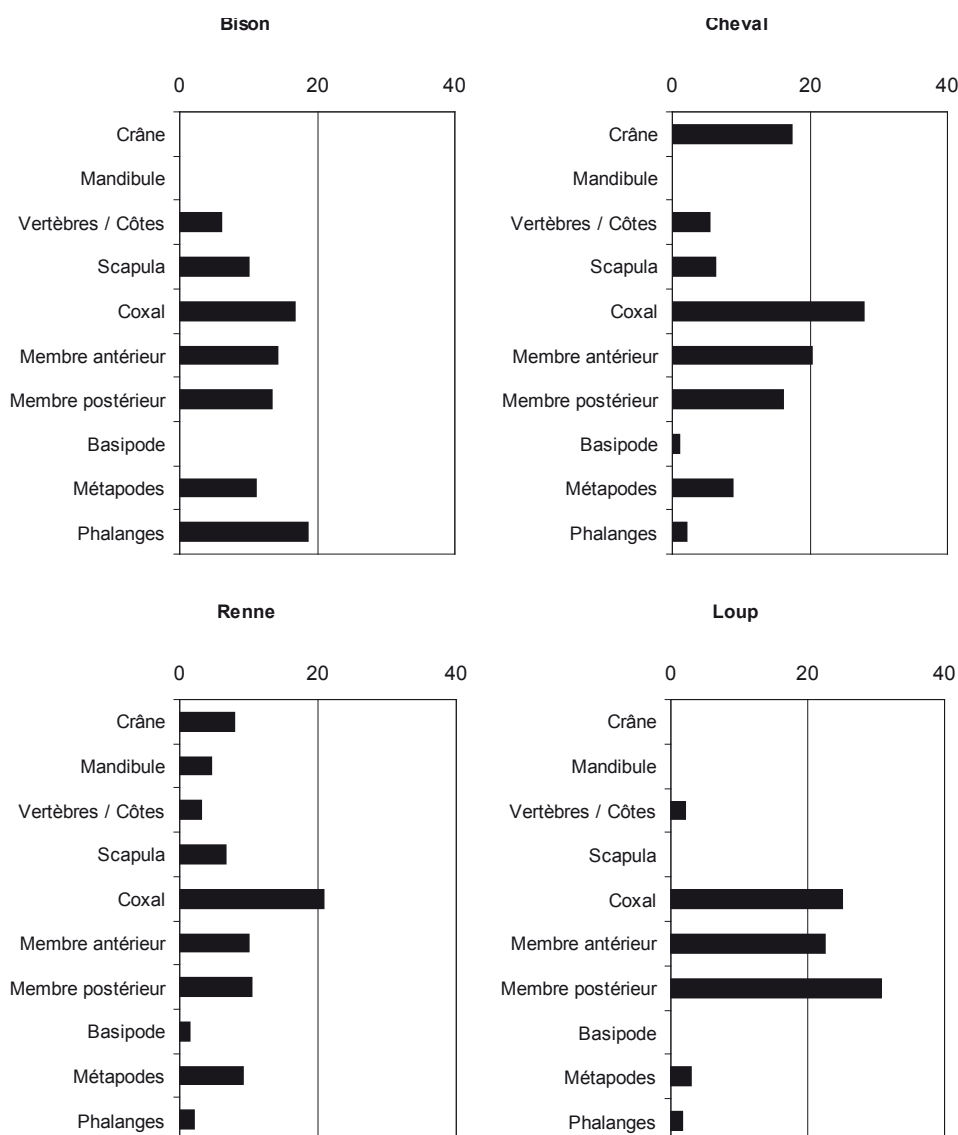


Fig. 7: Igue du Gral, fouilles 2000-2003. Pourcentage des différentes portions anatomiques des principales espèces modifiées par les carnivores (niveau inférieur).

Fig. 7: Igue du Gral, excavations 2000-2003. Proportions of anatomical parts from the principal species modified by carnivores (lower level).

IV. ORIGINE DES RESTES DE LOUPS DANS L'AVEN

Nous avons tenté de préciser l'origine des loups présents dans la cavité en examinant une série de paramètres discriminants (Tabl. 3) afin de discuter des trois hypothèses évoquées précédemment. Ces paramètres sont communément utilisés pour discuter de la fonction des sites et identifier le ou les prédateur(s) ayant participé à la formation du gisement (CRUZ-URIBE, 1991 ; PICKERING, 2002 ; BRUGAL & FOSSE, 2004 ; COUMONT, 2006). Aucun autre contexte archéologique ou paléontologique présentant suffisamment de points communs avec l'Igue du Gral ne semble autoriser une étude comparative. Les arguments donnés reposent donc sur des observations

éthologiques de cette espèce en milieu naturel ou en captivité, sur les données issues de sites de consommation d'autres carnivores (PRUCCA, 2003 ; CAMPMAS & BEAUVAL, 2008) et sur des hypothèses de travail propres au contexte de l'Igue du Gral.

1. Hypothèse A : un accès facile

La première hypothèse envisagée est celle d'un accès facile à la cavité par lequel les loups seraient descendus volontairement. Cette possibilité implique alors un accès tout aussi aisé à d'autres agents humains et animaux. Les vestiges de l'Igue du Gral d'ores et déjà analysés permettent de discuter de cette hypothèse.

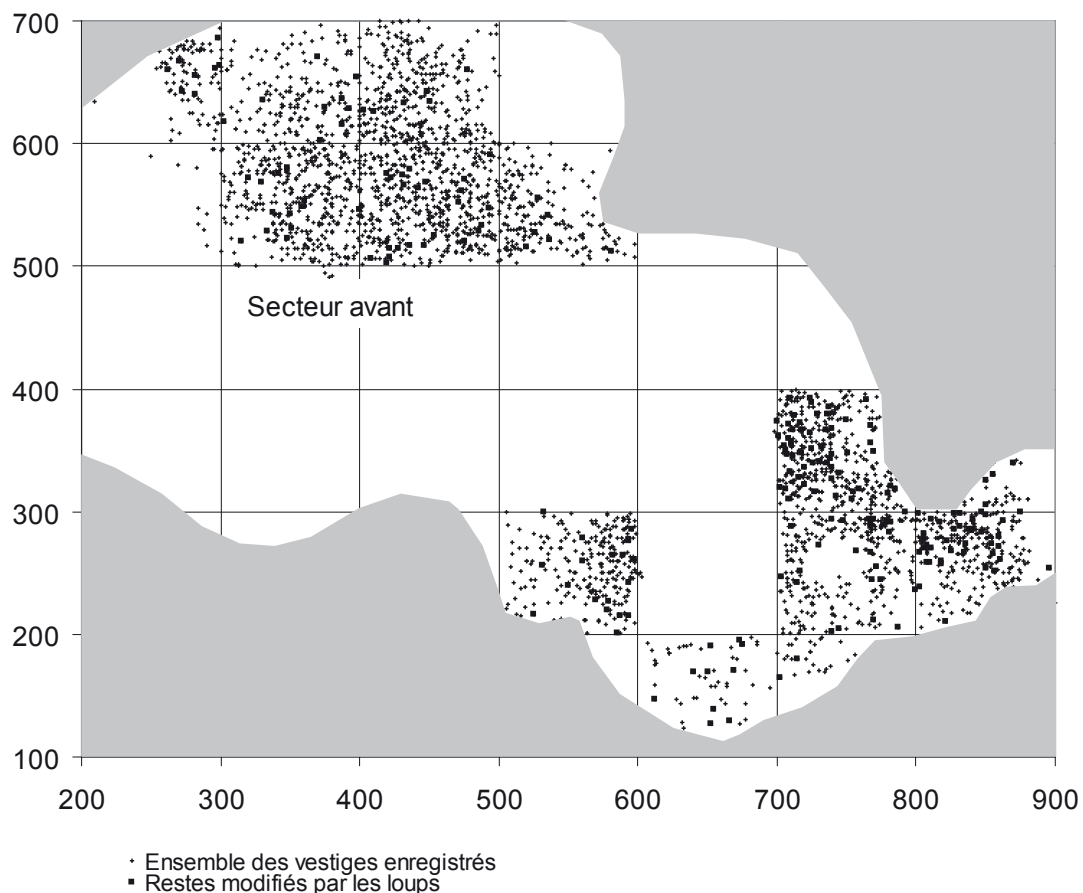


Fig. 8 : Igue du Gral, fouilles 2000-2003. Distribution spatiale des vestiges modifiés par les carnivores et de l'ensemble des vestiges coordonnés dans le niveau inférieur.

Fig. 8 : Igue du Gral, excavations 2000-2003. Spatial distribution of remains modified by carnivores and of all recorded remains in the lower level.

- Abondance relative des témoins anthropiques (1)

Les indices d'interventions humaines ne peuvent être présents qu'en cas d'un accès facile aux carcasses des animaux tombés dans l'aven. Pour l'Igue du Gral, les vestiges lithiques sont au nombre de six et constituent une série typologiquement très hétérogène (MOURRE, 2005); ils correspondent vraisemblablement à la chute dans l'aven de pièces présentes sur le Causse. Le matériel osseux de l'Igue du Gral ne présente pas de traces de fracturation intentionnelle imputables à l'activité humaine ou de traces de découpe. Nous ne sommes donc pas dans le cas d'un piège naturel fréquenté occasionnellement par les hommes préhistoriques (*sensu* BRUGAL & JAUBERT, 1991).

- Faible étendue du spectre faunique (2 et 3)

Nous ne disposons pas d'informations sur l'aptitude des différentes espèces à éviter le danger que constitue un puits. La comparaison des spectres fauniques de plusieurs avens montre cependant certaines constantes (COUMONT, 2006). Les espèces les plus souvent piégées sont les espèces grégaires qui se déplacent rapidement et

en grand nombre (les troupeaux de grands herbivores) (2) ou qui sont poursuivies par des prédateurs (par exemple le lièvre). A l'inverse, les espèces solitaires (ou qui le sont pendant une partie de l'année) sont moins souvent piégées.

- Absence de tanière de renard (4)

Une ouverture facile aurait permis au renard d'utiliser la grotte comme tanière et d'y introduire ses proies. Ces dernières sont caractérisées par une très grande diversité. En effet, le renard chasse de petites proies (rongeurs, insectivores, lagomorphes, petits oiseaux; REYNOLDS & AEBISCHER, 1991) mais il accumule également des proies charognées d'origine extrêmement variée (ARTOIS, 1989). La composition faunique aurait donc été plus diversifiée que dans le cas d'une fréquentation de l'aven par le renard. Dans la partie fouillée, il n'a pas été identifié d'accumulation qui puisse être attribuée à une cache des rapines d'un renard (fosse). Les renards n'ont donc pas pénétré volontairement dans l'aven; ils y sont tombés. Cette difficulté d'accès doit-elle être étendue au loup? Les capacités de franchissement du loup sont

Tableau 3 : Igue du Gral. Critères de détermination de l'origine des loups dans l'aven.

Table 3 : Igue du Gral. Determination criteria of wolves origin in the aven-trap.

	Type d'entrée	Hypothèse A Puits + ouverture facile	Hypothèse B Puits + ouverture difficile	Hypothèse C Puits uniquement
1	Activités humaines	+++	0/+	0/+
2	Diversité sauf carnivores	+/+++	+	+
3	Diversité des carnivores	+++	++	+
4	Activités des renards	+++	0/+	0/+
5	Equilibre des profils squelettiques	+	++	+++
6	Pourcentage de carcasses consommées	+++	++	+
7	Structure de la population de canidés	jeunes+vieux	?	? (adultes)
8	Nombre de loup	+/+++	++	+
9	Digestion-ingestion-coprolithes	+	++	0/+
10	Fractures	+	+	+++
11	Cannibalisme	+++	++	+
12	Fréquence des connexions	+	++	+++
13	Nombre de morsures / nombre de loup	+++	++	+
14	Intensité des destructions	+	+/++	0/++
15	Aménagements de l'espace	++	+	0/+

supérieures à celles du renard et là où ce dernier peut être retenu prisonnier, le second peut parfois s'échapper. On peut dès lors envisager l'existence d'un boyau dont la remontée nécessiterait un saut de plusieurs mètres.

- Des profils squelettiques relativement équilibrés (5)

A l'Igue du Gral on n'observe pas de sur-représentation de certaines portions anatomiques (Fig. 4). Les profils ne correspondent pas à ce que l'on observe dans les lieux d'accumulation d'os par les loups (*i.e* site d'abattage et / ou site de rendez-vous) (ex. BINFORD, 1981 ; HAYNES, 1981 ; SNYDER, 1986 ; KLIPPEL *et al.*, 1987). Toutes les parties anatomiques sont représentées, qu'il s'agisse des bovinés, des chevaux, du renne ou encore du loup (COUMONT & CASTEL, 2007 ; CASTEL *et al.*, 2008).

- Les carcasses non consommées sont plus nombreuses que les carcasses consommées (6)

Les os non consommés constituent une large proportion de l'assemblage. Il ne s'agit pas simplement d'os ne portant pas de traces de modifications comme on en trouve fréquemment dans les assemblages constitués par les loups (CASTEL, 2004), mais bien d'os de carcasses non consommées car déjà largement décomposées lors de la venue dans l'aven d'un ou plusieurs loups. Dans le cas d'une ouverture facile, cette absence de traces peut-elle être due à une absence de loups dans la région ? C'est fort peu probable car l'absence de loup sur une partie des aires de répartition de ses proies habituelles constitue une hypothèse qui ne trouve pas d'équivalent éthologique actuel. Le loup étant particulièrement ubiquiste (BEAUFORT, 1987 ; LANDRY, 2001 ; MECH & BOITANI, 2003, OKARMA, 1992), cette hypothèse doit donc être rejetée. S'il n'y a pas d'intervention sur une majeure

partie des carcasses, c'est vraisemblablement parce que les prédateurs n'ont pas pu y accéder. L'ensemble des critères analysés ne semble pas corroborer l'hypothèse d'un accès facile. Aucun indice d'intervention humaine n'est retrouvé, les animaux cavernicoles ne semblent pas avoir habité la cavité, les vestiges retrouvés correspondent à un nombre d'individu comparable d'une partie anatomique à l'autre et enfin, certaines carcasses n'ont pas du tout été consommées.

2. Hypothèse B : Descente volontaire des loups dans la cavité par un accès difficile

L'ensemble des critères discutés précédemment pourrait l'être à nouveau car ils ne sont pas en contradiction avec l'hypothèse d'un accès difficile par lequel seuls certains individus lupins se seraient engagés alors que l'Homme et les petits carnivores ne s'y seraient pas risqués. Un autre critère peut également être discuté, il s'agit de l'âge des loups morts dans l'aven.

- Des loups adultes (7)

L'usure des dents observée sur les loups de l'Igue du Gral correspond à des individus d'âges variés. Il n'y a qu'un seul immature (jeune adulte) et un seul adulte très âgé, les autres mâchoires correspondent à des individus adultes de différents âges. Ces profils de mortalité ne justifient pas à eux seuls l'existence d'une ouverture difficile mais, combinés à une représentation anatomique équilibrée et à la présence de carcasses non consommées, ils pourraient indiquer que les loups présents sont bien descendus dans la cavité dans le but de consommer des carcasses.

3. Hypothèse C : chute des loups dans l'aven

Aucun argument ne permet de préciser les modalités de chute de façon univoque. En effet, une chute de plusieurs mètres peut ne pas entraîner la mort (par exemple s'il y a de la neige au fond de l'aven). Le loup survivant pourrait alors consommer les carcasses d'animaux qui sont encore exploitables. Si au contraire le loup meurt, alors son squelette se mêle à celui des herbivores. Il peut ainsi être consommé par un loup tombant peu de temps après et ses os peuvent être dispersés avec ceux des herbivores. L'individu mort à la suite de sa chute ne peut donc pas être distingué de ceux morts dans la cavité après y être descendus volontairement.

La présence exclusive de loups dans la force de l'âge constitue un argument, certes assez mince compte tenu de l'effectif, en faveur d'un accès difficile réservé aux plus aptes. Néanmoins, les données dont nous disposons sur le comportement des animaux piégés (PRUCCA, obs. pers.) indiquent un comportement différentiel du carnivore face à la nourriture. Si la chute de loups dans l'aven reste tout à fait envisageable, elle ne permet donc vraisemblablement pas d'expliquer la présence de carcasses consommées et notamment du fort taux de cannibalisme constaté.

4. Arguments non discriminants

Dans les assemblages paléontologiques et archéologiques, de nombreux arguments éthologiques et taphonomiques ont été utilisés pour déterminer l'origine d'une accumulation et des modifications qu'elle a subi en cas d'intervention de carnivores. Nous présentons ici une sélection de ces arguments utilisés mais qui, pour le cas de l'Igue du Gral, ne nous permettent pas de privilégier l'une ou l'autre des hypothèses avancées.

- Nombre de loups élevé (8)

Le nombre de restes de canidés retrouvés dans l'Igue du Gral est relativement important par rapport à celui des herbivores. Le décompte en NMI donne un rapport entre carnivores et herbivores (6/36) qui ne correspond pas à celui d'un écosystème équilibré dans lequel la biomasse des carnivores sera nettement plus faible que celle de ces proies (de l'ordre de 100 fois, cf. RAMADE, 1994). Le loup semble donc en trop grand nombre par rapport aux herbivores dénombrés. Le grand nombre d'individus pourrait alors s'expliquer par l'incapacité de certains individus à ressortir de la grotte du fait de la difficulté d'accès. Cependant, l'argument de l'abondance relative de loups n'est pas exploitable car d'une part, on ne connaît pas les capacités respectives des différentes espèces à éviter la chute dans l'aven, ni d'autre part, la capacité des loups qui y seraient descendus à en ressortir.

- Os digérés (9)

Si un individu est piégé et peut se nourrir pendant une

période suffisamment longue, on peut retrouver des quantités importantes d'os digérés ou régurgités après dissolution partielle. Selon BINFORD (1981) et KLIPPEL *et al.* (1987), il peut alors s'agir de fragments osseux assez grands. À l'inverse, d'autres auteurs insistent sur la petite taille des fragments (< 1 cm) et la rareté des fragments plus grands (obs. pers. CASTEL; PRUCCA, 2003). Compte tenu de l'importante consommation d'ossements observée, on pourrait s'attendre à trouver des coprolithes. Ce n'est pas le cas à l'Igue du Gral. Il y a très peu d'os digérés et aucune concentration de micro-esquilles n'a pu être attribuée à un coprolithe (dans la zone de fouille) y compris dans les zones protégées de la dissolution. Toutefois ces vestiges pourraient avoir été dispersés avant enfouissement. En effet, de nombreuses micro-esquilles ont été observées mais elles ne sont pas spécifiques des niveaux riches en loups et des traces de leur activité dans la grotte. La distribution spatiale de ces vestiges se révèle donc difficile à interpréter.

- Des fractures ressoudées ou non (10)

L'identification d'une fracture liée à la chute ou la présence d'un début de consolidation sont des arguments décisifs. Aucune pathologie similaire n'a été identifiée avec certitude, mais de telles observations sont très rares. En effet, les fractures ne sont pas systématiques même si la chute est importante et elles demeurent difficiles à distinguer des cassures liées à d'autres événements de la vie d'un loup ou de l'histoire post-dépositionnelle de son cadavre.

- Cannibalisme (11)

Les traces de consommation sur les os de loups sont un peu plus nombreuses que sur les os des autres espèces. Les carcasses les plus attrayantes pour les loups fréquentant la cavité étaient donc celles de leurs congénères morts peu de temps avant leur passage. Cet argument de contemporanéité est important mais difficile à interpréter tant le comportement de cannibalisme n'est pas avéré chez les populations actuelles. En effet, bien qu'il arrive que des loups s'entre-tuent (CARBONE, 2004), notamment sur des zones de contact entre les territoires de plusieurs meutes, la consommation du cadavre de leurs congénères n'a jamais été constatée (PRUCCA, communication personnelle). Le cannibalisme dans l'aven est donc lié soit à une frénésie meurtrière, soit au fait que les carcasses de loup présentes dans l'aven sont les plus consommables. Ce comportement apparaît comme très surprenant mais ne nous renseigne donc pas directement sur les modalités d'accès au fond du puits.

- Dispersion des os (12)

Le nombre de connexions est un argument en faveur d'un enfouissement sans perturbations. Dans les niveaux de l'Igue du Gral, ces connexions sont peu abondantes. Toutefois, l'éparpillement n'est pas seulement dû aux canidés. D'autres facteurs entrent en jeu ; ils sont à mettre

en parallèle avec la formation de niveaux horizontaux, y compris à l'aplomb du puits. Une redistribution naturelle des vestiges doit être envisagée; elle pourrait être liée à de nombreux agents physico-chimiques (climatiques, gravitaires, etc.).

- Rapport intensité des destructions / nombre de loups (13)

Plus il y a de loups ayant fréquenté volontairement la cavité par rapport à ceux qui sont morts en tombant, plus il y a de morsures. Par conséquent, plus l'accès est aisé, plus le rapport est élevé. Les morsures sont bien présentes à l'Igue du Gral, mais il est difficile, faute de données référentielles, d'apprécier si elles sont abondantes ou pas par rapport au nombre de loups.

- Intensité des traces de consommation sur les os (14)

La variété et le degré de destruction des os d'herbivores par les loups sont bien connus (BINFORD, 1981; CASTEL, 2004; FOSSE *et al.*, 2004; HAYNES, 1981; PRUCCA, 2003; STINER, 1994); la réalisation de cylindres d'os longs de grands herbivores est parfois observée en captivité (obs. pers.; CAMPMAS & BEAUVAL, 2008). En revanche, faute de référentiels adaptés, il est difficile d'apprécier le degré de destruction des os par les loups piégés selon l'impact du stress sur ces derniers, à savoir sur- ou sous-consommation.

- Aménagements de l'espace par les loups (15)

Certains carnivores aménagent et structurent l'espace où ils résident. Ces aménagements sont identifiables pour de nombreuses espèces: renard (réf. in ARTOIS, 1989), cuon (BINFORD, 1988; FOX, 1984), ours (création de bauges) ou hyène (ex. BRAIN, 1981; FOSSE, 1995; MAREAN *et al.*, 1992; SUTCLIFFE, 1970). Le loup n'occupe pas durablement des espaces clos comme le font ces espèces. Seule la période de mise bas conduit à l'utilisation d'une tanière (cf. introduction).

Dans le cas d'une utilisation de grotte comme zone de consommation (cas pour lequel les données naturalistes font défaut), on devrait s'attendre à ce que le degré d'aménagement soit proportionnel à la durée de fréquentation c'est-à-dire au degré d'intervention sur le stock osseux. A l'Igue du Gral on constate effectivement que les os de loups et les traces de leur activité sont nettement plus abondants dans le secteur arrière (Fig. 8). Cet argument ne permet cependant pas de distinguer une fréquentation régulière lors de visites volontaires d'une utilisation forcée d'un espace clos lors d'un piégeage.

Ces différents arguments bien que fréquemment intégrés aux raisonnements sur l'origine des accumulations osseuses avec interventions de carnivores ne permettent donc pas de préciser l'origine des loups dans le contexte particulier de l'Igue du Gral.

V. DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Bien qu'il soit délicat à l'heure actuelle de dire de façon certaine de quelle manière les loups sont descendus dans l'aven, l'examen d'un ensemble de critères discriminants nous permet d'ores et déjà d'exclure l'une des trois hypothèses évoquées. En effet, l'accès à la cavité n'a pas pu se faire de façon aisée. En ce qui concerne les deux autres hypothèses, aucun des arguments examinés ne plaide de façon tangible en faveur d'une chute accidentelle dans l'aven ou d'une descente volontaire des individus. Le fait que plusieurs types d'introduction puissent se combiner ne simplifie pas l'interprétation des données. De plus, la possibilité d'un comblement partiel du puits par de la neige qui autorise la descente mais empêche la remontée conduit à créer une situation qui se rapproche de celle d'un accès latéral difficile. La plupart des arguments invoqués montrent une possibilité d'interprétation assez large entre les hypothèses extrêmes. Certains critères comme l'absence d'accumulation par le renard et la forte proportion de carcasses non consommées soulignent la difficulté d'accéder au moins temporairement au charnier. Une consommation des carcasses sans destruction intense devrait signer une descente volontaire, mais les situations de stress consécutives à l'enfermement d'un individu ne sont pas suffisamment étudiées pour que l'on puisse envisager le comportement réel d'un animal piégé.

Ainsi, l'examen d'une série de critères et les données fauniques recueillies ne permettent pas encore de déterminer exactement comment les loups sont arrivés dans la cavité. Cela incite à poursuivre les fouilles pour résoudre cette question indépendamment des autres problématiques de l'opération. Les prochaines campagnes seront l'occasion d'études géologiques (CAMUS, H., travail en cours) plus approfondies du karst et des abords de l'Igue du Gral. Il est nécessaire de vérifier si une ouverture existe réellement dans la partie nord-ouest de l'aven (Fig. 2) et quelle a pu être sa durée de fonctionnement. Une meilleure compréhension du fonctionnement global du remplissage ainsi que l'explication de l'horizontalité généralisée des niveaux fourniront vraisemblablement des arguments plus décisifs.

Pour conclure, cet essai de détermination du mode de fréquentation des grottes et avens-pièges par les loups met en évidence certains points encore mal référencés, plus spécifiquement archéologiques et éthologiques qui sont liés au fonctionnement des karsts :

- Quel est le comportement du loup lorsqu'il fréquente une cavité qui est aussi un piège à faune ?
- Pourquoi retrouve-t-on au cours du Pléistocène des loups morts de façon naturelle au fond de grottes relativement faciles d'accès alors que cela ne semble plus être le cas actuellement.

- Et finalement, avec quelle fréquence cette espèce se laisse-t-elle piéger, qu'elle soit attirée par une charogne ou que la cavité soit plus ou moins dissimulée ?

La poursuite des travaux et l'augmentation du référentiel en nombre de loups et d'os consommés permettra ainsi de préciser certains aspects du comportement du loup et de mieux comprendre son interaction avec les activités humaines en grotte.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Manuel RUEDI (Muséum d'histoire naturelle de Genève) pour ses informations sur l'éthologie des loups ainsi que Magen O'FARRELL et William BANKS qui ont assuré les traductions. Nous remercions également nos collaborateurs dans le cadre du projet de fouille de l'Igue du Gral ; mentionnons ici ceux qui n'ont pas été cités en bibliographie dans cet article : H. CAMUS, A. DESRUE, J.-L. GUADELLI, M. JEANNET, D. KUNTZ, J.-B. MALLYE, H. MARTIN et X. MUTH. L'opération archéologique est financée principalement par le Ministère de la Culture (SRA Midi-Pyrénées), le Conseil Général du Lot, le CNRS et le Muséum d'histoire naturelle de Genève.

BIBLIOGRAPHIE

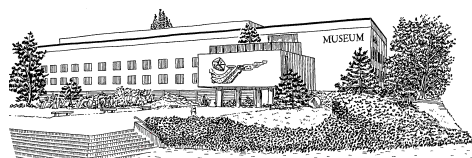
- ARTOIS, M. (1989) - Le Renard roux (*Vulpes vulpes*). In : M. ARTOIS & P. DELATTRE (Eds). *Encyclopédie des Carnivores de France*, n° 3, Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris.
- BEAUFORT, F. de (1987) - Le loup en France. In : M. ARTOIS & P. DELATTRE (Eds). *Encyclopédie des Carnivores de France*, n° 1, Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris.
- BINFORD, L.R. (1981) - *Bones. Ancient men and modern myths*. Academic Press, New York.
- BONIFAY, M.-F. (1971) - *Carnivores Quaternaires du Sud-Est de la France*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. 335 p.
- BOUCHUD, J. (1966) - *Essai sur le Renne et la climatologie du Paléolithique moyen et supérieur*. Imprimerie Magne, Périgueux.
- BOUDADI-MALIGNE, M. (2010) - *Les Canis pléistocènes du Sud de la France : Approche biosystématique, évolutive et biochronologique*. Université Bordeaux I, PACEA, Institut de Préhistoire et de Géologie du Quaternaire. Thèse de doctorat, 446 p.
- BOUDADI-MALIGNE, M. & J.-C. CASTEL (en cours) - La grotte de Mالدیدier : bilan d'une occupation humaine et animale.
- BRAIN, C.K. (1981) - *The Hunters or the Hunted ? An Introduction to African Cave Taphonomy*. The University of Chicago Press, Chicago.
- BRUGAL, J.-P. (2005) - Les grands Bovidés de l'Igue du Gral. In : CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, J.-P. BRUGAL, D. COCHARD, J.-L. GUADELLI, V. LAROLANDIE, H. MARTIN, V. MOURRE & C. OBERLIN : *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46) Rapport triennal de fouille programmée, 2005*, SRA Midi-Pyrénées. p. 112-121.
- BRUGAL, J.-P. & Ph. FOSSE (2004) - Carnivores et hommes au Quaternaire en Europe de l'Ouest. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 23(2) : 575-595.
- BRUGAL, J.-P. & J. JAUBERT (1991) - Les gisements paléontologiques pléistocènes à indices de fréquentation humaine : un nouveau type de comportement de prédation ? *Paléo*, 3 : 15-41.
- CAMPBAS, E. & C. BEAUVAL (2008) - Consommation osseuse des carnivores : résultats de l'étude de l'exploitation de carcasses de bœufs (*Bos taurus*) par des loups captifs. *Annales de Paléontologie*, 94 : 167-186.
- CARBONE, G. (2004) - *Les loups*. Paris, 216 p.
- CASTEL, J.-C. (1991) - *Essai d'études taphonomiques de vestiges osseux paléolithiques : l'exemple de la grotte Mالدیدier (Dordogne)*. Mémoire de D.E.A., Université de Bordeaux I, non publié.
- CASTEL, J.-C. (2004) - Les canidés et la formation des ensembles archéologiques. Caractérisation des destructions dues au loup. In : BRUGAL, J.-P., FOSSE, Ph. (Eds), « Humans and Carnivores, Hommage à P. Morel », Actes du XIV^e congrès de l'UISPP, Liège, 2-8 septembre 2001. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 23(2) : 675-693.
- CASTEL, J.-C. & M.-P. COUMONT (2005a) - Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot). *Bilan scientifique 2001*, SRA Midi-Pyrénées. Direction Régionale des Affaires Culturelles. 128-129.
- CASTEL, J.-C. & M.-P. COUMONT (2005b) - Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot). *Bilan scientifique 2002*, SRA Midi-Pyrénées. Direction Régionale des Affaires Culturelles. 124-125.
- CASTEL, J.-C. & M.-P. COUMONT (2006) - Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot). *Bilan scientifique 2003*, SRA Midi-Pyrénées. Direction Régionale des Affaires Culturelles. 124-126.
- CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, A.-L. BERTHET, V. LAROLANDIE (2002) - *Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot) Rapport de fouilles programmées*, SRA Midi-Pyrénées. 106 p.
- CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, J.-P. BRUGAL, D. COCHARD, J.-L. GUADELLI, V. LAROLANDIE, H. MARTIN, V. MOURRE & C. OBERLIN (2005) - *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46) Rapport triennal de fouille programmée, 2005*, SRA Midi-Pyrénées. 171 p.
- CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, J.-P. BRUGAL, V. LAROLANDIE, H. CAMUS, F.-X. CHAUVIERE, D. COCHARD, J.-L. GUADELLI, D. KUNTZ, H. MARTIN & V. MOURRE (2008) - La fin du Paléolithique supérieur en Quercy : l'apport de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot). In : JAUBERT J., I. ORTEGA & J.-G. BORDES (dir.) : *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Journées de la Société Préhistorique Française, Bordeaux, 24-25 novembre 2006. Société Préhistorique Française, Mémoire 47 : 335-353.
- COCHARD, D. & J.-C. CASTEL (2005) - Eléments taphonomiques sur l'accumulation des lapins et des lièvres de l'Igue du Gral. In : CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, J.-P. BRUGAL, D. COCHARD, J.-L. GUADELLI, V. LAROLANDIE, H. MARTIN, V. MOURRE & C. OBERLIN - *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46) Rapport triennal de fouille programmée, 2005*, SRA Midi-Pyrénées, p. 164-167.
- COUMONT, M.-P. (2006) - *Taphonomie préhistorique : Mammifères fossiles en contexte naturel, les avens-pièges. Apport pour l'étude des archéofaunes*. Université Aix-Marseille I - Université de Provence, Thèse de Doctorat, non publiée.

- COUMONT, M.-P. (2009) - Proposition d'un référentiel taphonomique fossile de faunes issues d'avens-pièges. *Annales de Paléontologie*, 95: 1-20.
- COUMONT, M.-P., J.-P. BRUGAL, J.-C. CASTEL & S. COSTAMAGNO (à paraître) - Les avens pièges à faibles indices de fréquentations humaines: caractérisations taphonomiques et anthropologiques. In: JARRY, M., BRUGAL, J.-P. & FERRIER, C. (Dir.): *Settlement dynamics and environment resources in the Palaeolithic of Southwest France: the case of the Quercy region*. IUSPP 2006, Lisbonne, colloque 61. *Paléo*, numéro spécial.
- COUMONT, M.-P. & J.-C. CASTEL (2007) - Etude taphonomique d'un aven-piège du Tardiglaciaire: l'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot). In: EVIN J., dir. *Un siècle de construction du discours scientifique en préhistoire, Actes du 26^e Congrès Préhistorique de France, Colloque du centenaire de la S.P.F., Avignon, 21-25 septembre 2004*. Société Préhistorique Française, volume 3: 503-514.
- CRUZ-URIBE, K. (1991) - Distinguishing Hyena from Hominid bone accumulations. *Journal of Field Archaeology*, 8: 467-488.
- FOSSE, P. (1995) - Le rôle de l'hyène dans la formation des associations osseuses: 150 ans de controverses. Réflexions d'après les anciens textes de préhistoire et de paléontologie du Quaternaire. *Paléo*, 7: 49-84.
- FOSSE, P., F. LAUDET, N. SELVA & A. WAJRAK (2004) - Premières observations néotaphonomiques sur les assemblages osseux de Bialowieza (N.-E. Pologne): intérêts pour les gisements pléistocènes d'Europe. *Paléo*, 16: 91-116.
- FOX, M.W. (1984) - *The whistling hunters: Field studies of the Asian wild dog (Cuon alpinus)*. State University of New York Press, Albany.
- HAINARD, R. (1987) - *Les mammifères sauvages d'Europe. Insectivores, Chéiroptères, Carnivores*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel.
- HAYNES, G.A. (1981) - *Bone modifications and skeletal disturbances by natural agencies: studies in North America*. Ph.D. The Catholic University of America. Non publié.
- HENAUT, M. & H. JOLICOEUR (2003) - *Les loups au Québec, meutes et mystères*. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de l'aménagement de la faune des Laurentides et Direction du développement de la faune.
- KLIPPEL, W.E., L.M. SNYDER & P.W. PARMALEE (1987) - Taphonomy and archaeologically recovered mammal bone from Southeast Missouri. *Journal of Ethnobiology*, 7(2): 155-169.
- LANDRY, J.-M. (2001) - *Le Loup*. Eds Delachaux & Niestlé.
- LAROUANDIE, V. (2005) - Les restes aviaires de l'Igüe du Gral (Lot) Campagnes de fouilles 2001-2003. In: CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, J.-P. BRUGAL, D. COCHARD, J.-L. GUADELLI, V. LAROUANDIE, H. MARTIN, V. MOURRE & C. OBERLIN - *Igüe du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46). Rapport triennal de fouille programmée, 2005*, SRA Midi-Pyrénées: 169-171.
- MALLYE, J.-B., J.-C. CASTEL, M.-P. COUMONT (en cours) - Intérêt biostratigraphique de l'étude des Léporidés de l'Igüe du Gral.
- MAREAN, C.W., L.H. SPENCER, R. J. BLUMENSCHINE & S.D. CAPALDO (1992) - Captive Hyaena Bone Choice and Destruction, the Schlep Effect and Olduvai Archaeofaunas. *Journal of Archaeological Science*, 19: 101-121.
- MECH, D.L. (1970) - *The Wolf: the ecology and behavior of an endangered species*. Natural History Press, New York.
- MECH, D.L., L.G. ADAMS, T.J. MEIER, J.W. BURCH & B.W. DALE (1998) - *The wolves of Denali*. University of Minnesota Press.
- MECH, D.L. & L. BOITANI (2003) - *Wolves. Behavior, Ecology and Conservation*. Chicago Press.
- MECH, D.L., P.C. WOLF & J.M. PAKARD (1999) - Regurgitative food transfer among wild wolves. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 1192-1195.
- MILLER, F.L. (1974) - *Biology of the Kaminuriak population of Barren Ground Caribou*. Canadian Wildlife Service Report 31-2, Ottawa.
- MOURRE, V. (2005) - Industrie lithique de l'Igüe du Gral. In: CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, J.-P. BRUGAL, D. COCHARD, J.-L. GUADELLI, V. LAROUANDIE, H. MARTIN, V. MOURRE & C. OBERLIN - *Igüe du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46) Rapport triennal de fouille programmée, 2005*, SRA Midi-Pyrénées: 99-101.
- OKARMA, H. (1992) - *Le loup en Europe*. Editions Grands Espaces.
- PARKER, G.R. (1972) - *Biology of the Kaminuriak Population of barren-ground caribou. Part I: Total numbers, mortality, recruitment, and seasonal distribution*. Ottawa, Canadian Wildlife Service Report 20.
- PETERSON, R.O. (1977) - *Wolf Ecology and prey relationships on Isle Royale*. National Park Service scientific monograph Series 11.
- PICKERING, T.R. (2002) - Reconsideration of criteria for differentiating faunal assemblages accumulated by hyenas and hominids. *International Journal of Osteoarchaeology*, 12: 127-141.
- PRUCCA, A. (2003) - *Caractérisation de l'impact des loups sur des ossements d'herbivores (cerfs de Virginie, originaux, bisons): étude des modifications infligées par des loups captifs et sauvages nord-américains*. DEA de préhistoire, archéologie, histoire et civilisations de l'Antiquité et du Moyen-Age - Option Préhistoire et Anthropologie. Université de Provence.
- RAMADE, F. (1994) - *Eléments d'écologie. Ecologie fondamentale*. Paris: Ed. science international.
- REYNOLDS, J.C. & N.J. AEBISCHER (1991) - Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the Fox *Vulpes vulpes*. *Mammal Review*, 21(3): 97-122.
- SNYDER, L.M. (1986) - A controlled feeding study involving gray wolf (*Canis lupus*) and white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Tennessee Anthropological Association Newsletter*, 13(3): 1-9.
- STINER, M.C. (1994) - *Honor among thieves*. Princeton University Press.
- SUTCLIFFE, A.J. (1970) - Spotted Hyaena: Crusher, gnawer, digester and collector bones. *Nature*, 227: 1110-1113.

R E V U E D E PALÉOBIOLOGIE

ISSN 1661-5468

VOL. 29, N° 2, 2010



Muséum d'Histoire Naturelle • Ville de Genève • Suisse